土壤水热条件对东北森林土壤表面 CO₂ 通量的影响

杨金艳 王传宽*

(东北林业大学林学院, 哈尔滨 150040)

摘要 东北地区森林生态系统因其面积大, 碳贮量高而在本地区 and 我国碳平衡中占有重要的地位。土壤表面 CO₂ 通量(R_s)作为陆地生态系统向大气圈释放的主要 CO₂ 源, 其时空变化直接影响到区域碳循环。该研究采用红外气体分析法比较测定我国东北东部次生林区 6 个典型的森林生态系统的 R_s 及其相关的土壤水热因子, 并深入分析土壤水热因子对 R_s 的影响。研究结果表明: 影响 R_s 的主要环境因子是土壤温度、土壤含水量及其交互作用, 但其影响程度因生态系统类型和土壤深度而异。包括这些环境因子的综合 R_s 模型解释了 67.5% ~ 90.6% 的 R_s 变异。在整个生长季中, 不同生态系统类型的土壤温度差异不显著, 而土壤湿度的差异显著($\alpha = 0.05$)。蒙古栎(*Quercus mongolica*)林、红松(*Pinus koraiensis*)林、落叶松(*Larix gmelinii*)林、硬阔叶林、杂木林和杨桦(*Populus davidiana-Betula platyphylla*)林的 R_s 变化范围依次为: 1.89 ~ 5.23 $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 1.09 ~ 4.66 $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 0.95 ~ 3.52 $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 1.13 ~ 5.97 $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 1.05 ~ 6.58 $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 1.11 ~ 5.76 $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。 R_s 的季节动态主要受土壤水热条件的驱动而呈现单峰曲线, 其变化趋势大致与土壤温度的变化相吻合。 Q_{10} 从小到大依次为: 蒙古栎林 2.32, 落叶松林 2.57, 红松林 2.76, 硬阔叶林 2.94, 杨桦林 3.54 和杂木林 3.55。 Q_{10} 随土壤湿度的升高而增大; 但超过一定的阈值后, 土壤湿度对 Q_{10} 起抑制作用。该研究结果强调对该地区生态系统土壤表面 CO₂ 通量的估测应同时考虑土壤水热条件的综合效应。

关键词 土壤表面 CO₂ 通量 土壤呼吸 温带森林 土壤温度 土壤湿度 Q_{10}

EFFECTS OF SOIL TEMPERATURE AND MOISTURE ON SOIL SURFACE CO₂ FLUX OF FORESTS IN NORTHEASTERN CHINA

YANG Jin-Yan and WANG Chuan-Kuan*

(College of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China)

Abstract Forest ecosystems in northeastern China play an important role in both local and national carbon budgets because of their large area extent and huge amount of carbon storage. The spatial and temporal changes in soil surface CO₂ flux (R_s), the major CO₂ source to the atmosphere from terrestrial ecosystems, directly influence the local and regional carbon budgets. However, few data on R_s were available for this region. In this study, we used an infrared gas exchange analyzer (LI-COR 6400) to measure the R_s and related biophysical factors, and examined soil temperature and moisture effects on soil respiration for six secondary temperate forest ecosystem types: Mongolian oak (dominated by *Quercus mongolica*), poplar-birch (dominated by *Populus davidiana* and *Betula platyphylla*), mixed-wood (no dominant tree species), hard-wood forests (dominated by *Fraxinus mandshurica*, *Juglans mandshurica* and *Phellodendron amurense*), Korean pine (*Pinus koraiensis*) and Dahurian larch (*Larix gmelinii*) plantations. Our specific objectives were to: 1) compare the soil temperature, soil moisture, R_s , and Q_{10} (temperature coefficient) of the six forest types; 2) quantify the seasonality of R_s and related environmental factors; and 3) determine the environmental factors affecting the R_s , and construct models of R_s against the related environmental factors.

Soil temperature, soil moisture and their interactions significantly ($p < 0.01$) influenced the R_s , but their effects depended on forest type and soil depth. These factors could explain 67.5% - 90.6% of the variations in the R_s data. During the growing season, the soil temperature at 10 cm depth in the different forest types did not differ significantly but soil moisture did. The R_s for the oak, pine, larch, hardwood, mixed-wood, and poplar-birch stands varied from 1.89 - 5.23, 1.09 - 4.66, 0.95 - 3.52, 1.13 - 5.97, 1.05 - 6.58, and 1.11 - 5.76 $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, respectively; the Q_{10} values for those stands were 2.32, 2.76,

收稿日期: 2005-01-06 接受日期: 2005-06-02

基金项目: 国家自然科学基金(30470304)、东北林业大学人才引进基金(2004-2007)和教育部重点研究项目(105062)

感谢赵惠勋教授、张全智、孙龙、李世业、霍宏在野外工作中给予的帮助

* 通讯作者 Author for correspondence E-mail: wangck-cf@nefu.edu.cn

2.57, 2.94, 3.55 and 3.54, correspondingly. The seasonality of R_s was driven mainly by soil temperature and moisture, and was roughly consistent with that of soil temperature. The broad-leaved forests had a higher soil respiration rate than those of coniferous forests probably because of a more suitable soil thermal and moisture regimes and other biological factors.

The temperature sensitivity coefficient of soil respiration (Q_{10}) showed a convex-type curve along a soil moisture gradient. The Q_{10} tended to increase when soil moisture increased from 30.19 to 40.7, and then declined probably because the extremely high soil moisture content in the hardwood forest may impede activities of soil microbes and plant roots, and thus decrease decomposition rates and soil CO₂ emission. Our study strongly recommended that estimation of soil surface CO₂ flux from forest ecosystems should consider the comprehensive effects of both soil temperature and moisture on soil respiration so as to reduce uncertainties of ecosystem carbon budget studies in this region.

Key words Soil surface CO₂ flux, Soil respiration, Temperate forest, Soil temperature, Soil moisture, Q_{10}

土壤表面 CO₂ 碳通量(R_s), 也称土壤呼吸, 主要包括土壤微生物呼吸、根系呼吸、土壤动物呼吸和含碳矿物质的化学氧化作用。在陆地生态系统中, 通过土壤呼吸排放到大气中的 CO₂ 高达 68 Pg C·a⁻¹, 仅次于陆地植被总第一性生产力(GPP)所固定的碳量 100 ~ 120 Pg C·a⁻¹ (Raich & Schlesinger, 1992)。每年大气中约有 10% 的 CO₂ 源于土壤释放, 是化石燃料燃烧释放 CO₂ 的 10 倍之多(Raich & Potter, 1995)。森林生态系统作为陆地生物圈的主体, 不仅本身拥有巨大的碳库(占全球植被碳库的 86% 以上), 同时也维持着巨大的土壤碳库(约占全球土壤碳库的 73%), 因此在维持全球碳平衡及调节全球气候等方面具有不可替代的作用(Post & Emanuel, 1982)。位于中高纬度的东北地区森林生态系统不仅面积大(占全国林地面积的 31.4%), 碳储量高(占全国森林蓄积量 30%) (中华人民共和国林业部, 1996), 而且因低温是限制该生态系统功能的主导因子而对全球暖化非常敏感。此外, 随纬度升高, 呼吸作用在生态系统碳平衡中占的地位越来越重要(Valentini *et al.*, 2000)。因此, 测定东北森林生态系统的土壤呼吸及其与土壤水热条件的关系, 不但直接关系到本地区森林生态系统碳循环的源汇强度的评估, 而且关系到全球变化条件下该生态系统碳循环的预测。尽管如此重要, 但是对东北森林土壤呼吸的估测研究却很少(王淼等, 2003, 2004), 对于东北森林土壤呼吸的生物环境控制因子及其机理不甚清楚。本研究选择我国东北东部次生林区 6 个典型森林生态系统(蒙古栎(*Quercus mongolica*)林、硬阔叶林、杨桦(*Populus davidiana*-*Betula platyphylla*)林、杂木林、红松(*Pinus koraiensis*)人工林和落叶松(*Larix gmelinii*)人工林), 采用红外气体分析法比较测定其土壤呼吸及其相关的土壤水热因子, 探讨土壤温度和湿度对土壤呼吸的影响。具体目标包括:

1) 比较不同生态系统间的土壤温度、湿度、 R_s 和 Q_{10} ; 2) 量化 R_s 及其相关环境因子季节动态; 3) 建立 R_s 和环境因子间关系的模型。

1 研究地区自然概况

本研究试验地设在东北林业大学帽儿山森林生态系统定位研究站(45°24' N, 127°40' E)。平均海拔 300 m, 平均坡度 10° ~ 15°。地带性土壤为暗棕色森林土。该地区气候属于大陆性季风气候, 年降水量 600 ~ 800 mm, 雨量集中在 7、8 月份, 年蒸发量 1 093 mm, 年平均湿度 70%; 年平均温度 2.7 °C, 全年大于或等于 10 °C 的积温为 2 638 °C; 年平均总日照时数 1 856.8 h, 平均日照率为 43%; 年均风速 1.5 m·s⁻¹。

该地区的植被属于长白植被区系。现有植被是原地带性植被——阔叶红松林屡遭人为干扰后演替成的天然次生林, 代表着东北东部山区天然次生林的典型生态系统。本研究选取了该地区不同立地条件下经过不同干扰而形成的 6 种典型森林生态系统作为研究对象, 每种生态系统随机设置 3 个 20 m × 30 m 的固定样地, 进行土壤呼吸测定。表 1 给出了该 18 块样地的立地状况和植被组成。

2 研究方法

2.1 土壤表面 CO₂ 通量及环境因子测定

2004 年 4 月中旬在每个固定样地内随机布置 8 个内径为 10.2 cm, 高为 8 cm 的 PVC 土壤环。将 PVC 土壤环的一端削尖, 压入土中, 以减少布置土壤环对土壤的镇压作用, 并保持土壤环在整个测定期间位置不变(Wang *et al.*, 2002)。土壤环全部布置完毕后, 至少 24 h 后开始第一次测定。在 2004 年 5 ~ 10 月期间, 采用 LI-6400-09 叶室连接到 LI-6400 便携式 CO₂/H₂O 分析系统(LI-COR Inc., Lincoln, NE,

表 1 样地的立地状况和植被组成
Table 1 The site features and vegetation composition of the sampled plots

生态系统类型 Forest ecosystem	坡度 Slope	坡向 Aspect	植被组成 Vegetation composition	
			乔木(优势种) Overstory (Dominant species)	下木 Understory
蒙古栎林 <i>Quercus mongolica</i> forest	23°	南 South	(1)、2、3、4、5、6	7、8、9、10
杨桦林 <i>Populus davidiana</i> - <i>Betula platyphylla</i> forest	16°	西南 Southwest	(6)、(5)、11、4、3、2	7、8、9、12、10、13、14
硬阔叶林 Hard-wood forest	7°	北 North	4、3、2、11	7、9、13、15、16、17
杂木林 Mixed forest	15°	西南 Southwest	2、11、4、3、5、6	7、9、15、13、18、19
落叶松人工林 <i>Larix gmelinii</i> plantation	2°	西南 Southwest	(20)、3、21	15、22、16、10、9、7、23
红松人工林 <i>Pinus koraiensis</i> plantation	12°	西北 Northwest	(24)、6、3、25、5、11、6	9、19

1. 蒙古栎 *Quercus mongolica* 2. 紫椴 *Tilia amurensis* 3. 水曲柳 *Fraxinus mandshurica* 4. 黄菠萝 *Phellodendron amurense* 5. 山杨 *Populus davidiana* 6. 白桦 *Betula platyphylla* 7. 暴马丁香 *Syringa amurensis* 8. 色木槭 *Acer mono* 9. 春榆 *Ulmus propinqua* 10. 鼠李 *Rhamnus davuricus* 11. 胡桃楸 *Juglans mandshurica* 12. 毛接骨木 *Sambucus buergeriana* 13. 榛子 *Corylus heterophylla* 14. 翅卫茅 *Kalonymus macroptera* 15. 稠李 *Padus asiatica* 16. 早花忍冬 *Lonicera praeflorens* 17. 卫矛 *Evonymus sacrosancta* 18. 佛头花 *Viburnum sargentii* 19. 山梨 *Pyrus ussuriensis* 20. 落叶松 *Larix gmelinii* 21. 茶条槭 *Acer ginnala* 22. 胡枝子 *Lespedeza bicolor* 23. 山丁子 *Malus pallasiana* 24. 红松 *Pinus koraiensis* 25. 枫桦 *Betula costata*

USA)测定土壤表面 CO₂ 通量(*R_s*),每两周测定 1 次 *R_s*,共测定 12 次。与此同时用数字式瞬时温度计分别测定 2 和 10 cm 的土壤温度(*T₂* 和 *T₁₀*);用烘干法测定 2 和 10 cm 的土壤湿度(*W₂* 和 *W₁₀*)。所有这些测定,基本涵盖了本地区的土壤温度和含水量的季节变化范围。因 LI-6400 便携式 CO₂/H₂O 分析系统在低温下难以运行,所以土温低于 0 ℃ 的非生长季未能测定 *R_s*。

2.2 数据分析

所有数据均利用 SAS 统计软件(SAS Institute, 2000)进行分析。因为对同一土壤环的 *R_s* 重复测定违背了经典回归统计中的独立性假定条件,所以在建立 *R_s* 与土壤温度和湿度关系模型时需要考虑时间自相关效应。为得到线性(Linearity)和方差齐性(Homoscedasticity),需将 *R_s* 进行自然对数转换 ln(*R_s*)。我们利用混合效应程序(PROC MIXED)对土壤温度(*T₂* 和 *T₁₀*)、土壤湿度(*W₂* 和 *W₁₀*)以及土壤温度和湿度间交互作用进行多元回归分析(Wang *et al.*, 2002),并对所有的模型进行残差检验以满足统计要求。

为了得到 *R_s* 对温度变化的敏感系数 *Q₁₀*,我们采用如下指数模型拟合 *R_s* 与 *T₁₀*之间的关系:

$$R_s = \alpha e^{\beta T_{10}}$$
(1)

式中:*T₁₀*为 10 cm 的土壤温度(℃); α 是温度为 0 ℃ 时的土壤呼吸(Luo *et al.*, 2001); β 为温度反应系数。*Q₁₀*通过下式确定(Xu & Qi, 2001b):

$$Q_{10} = e^{10\beta}$$
(2)

在比较生长季不同生态系统间 *R_s* 的差异时,因为受测定时间或者不利天气的限制,不可能在同一时间内对每个土壤环进行同步测定,而且每个生

态系统本身的土壤温度和湿度也存在差异,因此不能用每次的实测数据直接作 ANOVA 比较。为了使各个生态系统 *R_s* 之间具有可比性,我们将每次测定的 6 个森林生态系统的土壤温度和湿度的平均值(时间间隔为 2 周,共 12 次)代入各个生态系统的 *R_s* 与 *T₁₀*和 *W₁₀*之间的综合模型中,模拟比较 6 个生态系统 *R_s* 的季节动态,并采用 Duncan 检验来确定不同生态系统间 *R_s* 是否存在显著性差异。

3 结果分析

3.1 土壤表面 CO₂ 通量与土壤温度和湿度之间的统计模型

在所有生态系统中,土壤温度(*T₂* 和 *T₁₀*)与 ln(*R_s*)之间存在着显著的正相关关系(表 2)。土壤湿度(*W₂* 和 *W₁₀*)及土壤温度和湿度的交互作用(*T* × *W*)对 ln(*R_s*)的影响程度因生态系统类型而异。在所有生态系统类型中 ln(*R_s*)与 *W₁₀*均呈显著的正相关。硬阔叶林、杂木林和落叶松林的 ln(*R_s*)与 *W₂* 的相关不显著;而其它 3 个生态系统类型则有显著的正相关关系。当土深为 10 cm 时,除蒙古栎林和落叶松林外,其它 4 个生态系统的 ln(*R_s*)与 *T₁₀* × *W₁₀*之间显著的负相关;当土深为 2 cm 时,除蒙古栎林和杨桦林外,其它 4 个生态系统的 ln(*R_s*)与 *T₂* × *W₂* 之间相关不显著。总体看来,ln(*R_s*)与 10 cm 土深的土壤水热条件相关较为紧密(即 *R²* 较大)(表 2),因此,本文以后部分的分析和讨论均选用土深 10 cm 所测得的土壤水热状况参数建立的统计模型。

3.2 不同生态系统土壤表面 CO₂ 通量及其相关环境因子的季节动态

不同生态系统生长季的平均 R_s 存在明显的差异($\alpha = 0.10$),但差异的显著程度不一致(表 3)。阔叶林(杂木林、蒙古栎林、硬阔叶林、杨桦林)的平均 R_s 要大于针叶林(红松林和落叶松林)。其中,杂木林的 R_s 是落叶松的 1.68 倍。 R_s 变化范围依次为:蒙古栎林 $1.89 \sim 5.23 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$;红松林 $1.09 \sim 4.66 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$;落叶松林 $0.95 \sim 3.52 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$;硬阔叶林 $1.13 \sim 5.97 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$;杂木林 $1.05 \sim 6.58 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$;杨桦林 $1.11 \sim 5.76 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。

在整个生长季中,不同生态系统的平均土壤温度(10 cm)差异不显著($p > 0.05$),但土壤湿度差异极显著($F = 23.08, p < 0.001$)。阔叶林的平均土壤温度和湿度均分别比针叶林高 14.25% 和 14.23%。阔叶林的温度和湿度范围分别为 $12.95 \sim 13.81 \text{ }^{\circ}\text{C}$ 和 $30.19\% \sim 53.42\%$;而针叶林的变化范围分别为

$11.14 \sim 12.06 \text{ }^{\circ}\text{C}$ 和 $37.44\% \sim 38.60\%$ 。6 种生态系统土壤温度的季节动态基本上呈单峰曲线,最大值均出现在 7 ~ 8 月(图 1)。不同生态系统土壤湿度的季节变化并不一致。除硬阔叶林外,其它 5 个生态系统类型的土壤湿度季节变化明显。土壤湿度最大值出现时间因生态系统而异:蒙古栎和红松林出现在 7 月上旬,硬阔叶林出现在 9 月上旬,而其它生态系统出现在 5 月。

不同生态系统 R_s 季节动态基本上呈现一致的单峰曲线格局(图 2),这与温度的季节变化趋势基本一致(图 1)。在生长季初期(5 月初)各个生态系统间 R_s 差异较小,除蒙古栎林为 $2.64 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 外,其余生态系统均在 $1.31 \sim 1.80 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 之间。随着温度的升高, R_s 逐渐增大,在 7 月末和 8 月初到达峰值,变化范围为 $3.52 \sim 6.58 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。之后, R_s 逐渐下降;到生长季

表 2 土壤表面 CO₂ 通量(R_s)与土壤温度(T_2 和 T_{10})和土壤湿度(W_2 和 W_{10})的统计模型
Table 2 Models of soil surface CO₂ flux (R_s) against soil temperature (T_2 and T_{10}) and soil moisture (W_2 and W_{10})

生态系统类型 Forest ecosystem	土壤深度 Soil depth (cm)	回归方程 Regression model	决定系数 R^2	显著水平 p
蒙古栎林 <i>Quercus mongolica</i> forest	10	$\ln(R_s) = -0.294\ 5 + 0.073\ 4 \times T_{10} + 1.692\ 4 \times W_{10}$	0.675	< 0.001
	2	$\ln(R_s) = -0.740\ 1 + 0.104\ 5 \times T_2 + 1.804\ 5 \times W_2 - 0.067\ 0 \times T_2 \times W_2$	0.704	< 0.001
杨桦林 <i>Populus davidiana</i> - <i>Betula platyphylla</i> forest	10	$\ln(R_s) = -1.611 + 0.195\ 1 \times T_{10} + 3.190\ 2 \times W_{10} - 0.188\ 2 \times T_{10} \times W_{10}$	0.906	< 0.001
	2	$\ln(R_s) = -1.068\ 6 + 0.147\ 2 \times T_2 + 1.239 \times W_2 - 0.063\ 6 \times T_2 \times W_2$	0.855	< 0.001
硬阔叶林 Hard-wood forest	10	$\ln(R_s) = -1.161\ 0 + 0.175\ 4 \times T_{10} + 1.956\ 5 \times W_{10} - 0.1277 \times T_{10} \times W_{10}$	0.771	< 0.001
	2	$\ln(R_s) = -0.078\ 4 + 0.094\ 7 \times T_2$	0.751	< 0.001
杂木林 Mixed forest	10	$\ln(R_s) = -1.730\ 2 + 0.203\ 0 \times T_{10} + 3.224\ 4 \times W_{10} - 0.1737 \times T_{10} \times W_{10}$	0.902	< 0.001
	2	$\ln(R_s) = -0.202\ 6 + 0.108\ 8 \times T_2$	0.852	< 0.001
红松人工林 <i>Pinus koraiensis</i> plantation	10	$\ln(R_s) = -1.538\ 6 + 0.155\ 6 \times T_{10} + 3.199\ 0 \times W_{10} - 0.1304 \times T_{10} \times W_{10}$	0.855	< 0.001
	2	$\ln(R_s) = -0.740\ 1 + 0.096\ 0 \times T_2 + 0.822\ 9 \times W_2$	0.780	< 0.001
落叶松人工林 <i>Larix gmelinii</i> plantation	10	$\ln(R_s) = -0.831\ 9 + 0.099\ 1 \times T_{10} + 0.926\ 0 \times W_{10}$	0.846	< 0.001
	2	$\ln(R_s) = -0.573\ 4 + 0.093\ 7 \times T_2$	0.809	< 0.001

表 3 6 个生态系统的土壤呼吸速率(R_s)、土壤温度(T_{10})和湿度(W_{10})平均值多重比较

Table 3 Duncan's multiple-range test for the means of soil surface CO₂ flux (R_s), soil temperature (T_{10}) and moisture (W_{10}) for the six forest ecosystems

生态系统类型 Forest ecosystems	土壤呼吸速率 $R_s(\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$		土壤温度 Soil temperature ($^{\circ}\text{C}$)		土壤湿度 Soil moisture (%)	
	均值 Mean	标准差 SD	均值 Mean	标准差 SD	均值 Mean	标准差 SD
杂木林 Mixed forest	3.94 ^A	1.86	12.95 ^A	4.24	40.70 ^B	4.83
蒙古栎林 <i>Quercus mongolica</i> forest	3.79 ^{ABC}	1.07	13.81 ^A	3.95	30.19 ^F	7.05
杨桦林 <i>Populus davidiana</i> - <i>Betula platyphylla</i> forest	3.70 ^B	1.65	13.08 ^A	4.40	37.44 ^D	5.18
硬阔叶林 Hard-wood forest	3.61 ^C	1.56	13.17 ^A	3.91	53.42 ^A	4.43
红松人工林 <i>Pinus koraiensis</i> plantation	3.05 ^D	1.16	12.06 ^A	4.28	38.60 ^C	6.91
落叶松人工林 <i>Larix gmelinii</i> plantation	2.35 ^E	0.85	11.14 ^A	4.55	32.02 ^E	6.67

表格中的 ABCDEF 表示显著性差异组别(R_s : $\alpha = 0.10$; 土壤湿度: $\alpha = 0.05$) The ABCDEF in the table represent the significant difference groups for R_s : ($\alpha = 0.10$) and soil moisture ($\alpha = 0.05$), respectively

图 1 不同生态系统土壤温度和湿度的季节变化
Fig.1 Seasonality of soil temperature and soil moisture of the six ecosystem types
 T_{10} : 土深 10 cm 的温度 Soil temperature at 10 cm depth W_{10} : 土深 10 cm 的湿度 Soil moisture at 10 cm depth
A: 红松人工林 *Pinus koraiensis* plantation B: 落叶松人工林 *Larix gmelinii* plantation C: 硬阔叶林 Hard-wood forest D: 蒙古栎林 *Quercus mongolica* forest E: 杨桦林 *Populus davidiana*-*Betula platyphylla* forest F: 杂木林 Mixed forest

末期,不同生态系统间的 R_s 差异再次变小,变化范围为 $0.95 \sim 1.89 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。

3.3 不同生态系统的 Q_{10} 及其与土壤湿度间的关系

不同生态系统的土壤呼吸的温度敏感系数 (Q_{10}) 从小到大依次为: 蒙古栎林 2.32; 落叶松林 2.57; 红松林 2.76; 硬阔叶林 2.94; 杨桦林 3.54; 杂木林 3.55。在一定的土壤湿度范围内 ($30.19\% \sim 40.7\%$), Q_{10} 随土壤湿度增加而增大; 当超过一定阈值后, Q_{10} 则开始降低(图 3)。后者出现在经常处于土壤水分饱和状态的硬阔叶林内,而前者出现在排水良好但具有土壤水分梯度的其它 5 个生态系统中。

4 讨论

4.1 影响土壤表面 CO_2 通量的环境因子

土壤表面 CO_2 通量主要包括植物根系自养呼吸、土壤生物和菌根的异养呼吸。这些生物过程均受到土壤温度和湿度的强烈影响 (Raich & Schlesinger, 1992; Russell & Voroney, 1998), 但其影响程度可能因地理位置和季节而变化。在本研究涉及的东北温带次生林生态系统中, 土壤温度是影响土壤表面 CO_2 通量的主要环境因子(表 2)。这与其它温带森林的研究结果一致 (Davidson *et al.*, 1998; Russell & Voroney, 1998; Savin *et al.*, 2001)。然而, 以前的研究报道中显著影响土壤表面 CO_2 通量的温度

图 2 不同生态系统土壤表面 CO₂ 能量(R_s)的季节变化
Fig.2 Seasonality of simulated soil surface CO₂ flux (R_s) of the six ecosystems types
A、B、C、D、E、F: 同图 1 See Fig.1

图 3 Q_{10} 与土壤湿度间的关系
Fig.3 The relationship between Q_{10} and soil moisture

al., 1999; Raich *et al.*, 2003)、空气温度(刘建军等, 2003; 陈全胜等, 2004)、土壤表面温度(Ohasi *et al.*, 1999; 陈全胜等, 2003)、地下 2 cm(Goulden *et al.*, 1996; Wang *et al.*, 2002)、地下 5 cm(Fang *et al.*, 1998; 刘建军等, 2003; 陈全胜等, 2003; Scott-Denton *et al.*, 2003)、地下 10 cm 等(Rayment & Jarvis, 2000; Wang *et al.*, 2002; Kang *et al.*, 2003; Pypker & Fredeen, 2003; 本研究)。采用这些不同的温度参数就会给比较研究和生态系统碳循环的模拟模型带来很大的难度。因此, 建议在特定区域的生态系统土壤呼吸的相关研究中应采用统一的土壤温度参数。

土壤水分状况是影响森林生态系统土壤表面 CO₂ 通量的又一个重要环境因子(Davidson *et al.*,

1998; Xu & Qi, 2001a; Wang *et al.*, 2002)。但是, 由于土壤水热条件的交互作用(表 2)和互逆相关(Wang *et al.*, 2002; Xu & Qi, 2001a), 在野外条件下难以独立控制并区分其效应。Davidson 等(1998)对 Harvard Forest 的温带混交林研究表明, 当土壤体积含水量 < $12\text{ cm}^3\cdot\text{cm}^{-3}$ 时, 土壤呼吸速率和体积含水量正相关; 土壤体积含水量 > $12\text{ cm}^3\cdot\text{cm}^{-3}$ 时, 二者呈现负相关。Xu 和 Qi(2001a)对 7~8 年生黄松(*Pinus ponderosa*)林的研究表明当土壤体积含水量 < $19\text{ cm}^3\cdot\text{cm}^{-3}$ 时, 土壤呼吸速率和体积含水量正相关; 土壤体积含水量 > $19\text{ cm}^3\cdot\text{cm}^{-3}$ 时, 二者呈现负相关。王淼等(2004)采用静态封闭箱式技术对长白山阔叶红松林进行研究表明, 土壤呼吸速率与地下 20 cm 土壤湿度呈显著的正相关。我们的研究表明, 多数情况下土壤表面 CO_2 通量与土壤湿度呈正相关(表 2), 但当土壤含水量超过一定的阈值, 土壤湿度就成了土壤呼吸的抑制因子。然而, 由于土壤温度和湿度对 R_s 的影响经常存在着强烈的交互作用(表 2), 因此, 土壤湿度对土壤呼吸的影响容易被土壤温度效应所遮盖。然而, 观察 Q_{10} 随土壤湿度的变化则是一种有效的表述途径。

在本研究中, 一定温度范围内, Q_{10} 随湿度的增高而增大, 但是到达一个阈值后, Q_{10} 呈现随湿度增加而下降趋势(图 3)。水分增加促进土壤温度敏感系数增大的现象在以前的研究中有报道(Davidson *et al.*, 1998; Xu & Qi, 2001a)。而本研究中硬阔叶林, 地处水分非常充足的沟谷地带, 其土壤经常处于饱和状态。在整个生长季中, 其土壤平均含水量为 53.42%, 明显高于其它生态系统(30.19%~40.7%)(表 3)。这种高土壤含水量会阻碍土壤中 O_2 的扩散, 降低有机质的分解速率, 抑制土壤生物和植物根系的活动, 从而减少 CO_2 的释放, 进而使得土壤呼吸对温度变化响应的敏感程度降低(Davidson *et al.*, 1998)。

由此可见, 土壤水热条件是交互作用、共同影响着森林生态系统的土壤呼吸过程。本研究中的土壤表面 CO_2 通量预测模型中同时考虑了土壤温度和湿度的效应, 解释了土壤呼吸变化的 67.5%~90.6%。许多同类研究也得到了类似的结论(Keith *et al.*, 1997; Xu & Qi, 2001a; 陈全胜等, 2003; Kang *et al.*, 2003)。因此, 我们建议利用基于温度的 Q_{10} 模型估

算陆地生态系统土壤表面 CO_2 通量时要谨慎。

4.2 不同生态系统的土壤表面 CO_2 通量和 Q_{10} 比较

不同生态系统的土壤呼吸作用因受碳底物有效性(The availability of C substrates)、植物根密度、土壤理化性质、土壤微生物种群等众多因子的影响而表现出显著的差异(Raich & Tufekcioglu, 2000)。在本研究中, 林分结构和立地条件有着明显差异的 6 种森林生态系统(表 1)的平均土壤呼吸速率存在不同显著程度的差异。地处山坡上部土壤干旱瘠薄的蒙古栎(*Quercus mongolica*)林, 虽然其土壤温度最高, 但土壤湿度最低, 因而其土壤呼吸速率与其它 3 个阔叶生态系统差异不显著(表 3)。相反, 地处谷地土壤水分经常饱和的硬阔叶林, 其土壤温度略低于蒙古栎林, 但因土壤湿度过高而制约着土壤呼吸作用(图 3), 从而使其土壤呼吸速率在阔叶林中处于最低(表 3)。总体看来, 阔叶林的土壤呼吸速率明显高于针叶林(表 3)。这与 Raich 和 Tufekcioglu(2000)的结论一致。可能的原因是: 针叶林的土壤温度和湿度均低于阔叶林(阔叶林的平均土壤温度和湿度均分别比针叶林高 14.25% 和 14.23%), 而且针叶林的根系较少, 从而降低了土壤微生物和植物根系的呼吸作用(Landsberg & Gower, 1997)。由此可见, 土壤呼吸速率是众多因子协同作用的结果, 但其中的主要限制因子因森林生态系统而异。

Q_{10} 通常被用来表示土壤呼吸对温度变化响应的敏感程度(Xu & Qi, 2001b)。本研究中不同森林生态系统的 Q_{10} 波动在 2.32~3.55 之间。此值与其它温带森林生态系统 Q_{10} 值(1.8~4.1)相符(Ohasi *et al.*, 1999; Xu & Qi, 2001b)。除土壤湿度过高的硬阔叶林外, 其它 5 个森林生态系统的 Q_{10} 随土壤湿度的升高而升高(蒙古栎林 < 落叶松林 < 红松林 < 杨桦林 < 杂木林)。另外, 我们发现这 5 个生态系统的根呼吸贡献率的大小也呈现类似的趋势¹⁾, 这就意味着根呼吸的贡献率可能也是影响 Q_{10} 的因子之一, 因为与矿质土壤微生物呼吸相比, 根呼吸(包括根际呼吸)似乎对温度变化的响应更为敏感(Boone *et al.*, 1998)。

在同一个森林生态系统内, 土壤呼吸速率时空变异主要受土壤水热条件的驱动(Rayment & Jarvis, 2000; Xu & Qi, 2001a; Kang *et al.*, 2003; 本研究)。

1) Yang JY(杨金艳), Wang CK(王传宽), Zhao HX(赵惠勋)(2006). Partitioning soil respiration of temperate forest ecosystems in Northeastern China. *Acta Ecologica Sinica*(生态学报)(in submission). (in Chinese with English abstract)

Rayment 和 Jarvis(2000)对加拿大北方森林的研究表明,在短期和长期的时间尺度上,大部分土壤表面 CO₂ 通量的变异是由于土壤温度引起的,而土壤湿度的影响很小。测定时期(1995 年)的土壤含水量(150% ~ 250%)不是土壤表面 CO₂ 通量的限制因子。Kang 等(2003)对 6 个温带硬阔叶林的研究表明,土壤呼吸速率的季节变化主要由土壤温度驱动(84%),而土壤呼吸的空间变异主要由土壤湿度驱动。我们的研究表明,土壤表面 CO₂ 通量的季节动态受土壤水热状况联合驱动的影响(图 1,图 2,表 2),但其主要限制因子因生态系统类型和季节的变化而异。此外,土壤呼吸的季节动态也与植物根系的物候变化相吻合。7 月末和 8 月初的土壤呼吸处于高峰时,植物的细根生物量也达到最大值¹⁾。

总之,土壤水热条件是影响东北森林生态系统土壤表面 CO₂ 通量的主要环境因子,但其影响效应因生态系统类型而异。为了减少生态系统碳循环评价与预测中的不确定性,在估测生态系统土壤表面 CO₂ 通量时,要根据生态系统的局域特征,同时考虑土壤水热条件对土壤呼吸作用的综合影响。

参 考 文 献

- Boone RD, Nadelhoffer KJ, Canary JD, Kaye JP (1998). Roots exert a strong influence on the temperature sensitivity of soil respiration. *Nature*, 396, 570 – 572.
- Chen QS(陈全胜), Li LH(李凌浩), Han XG(韩兴国), Yan ZD(阎志丹), Wang YF(王艳芬), Yuan ZY(袁志友) (2003). Influence of temperature and soil moisture on soil respiration of degraded steppe community in the Xilin River Basin of Inner Mongolia. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 27, 202 – 209. (in Chinese with English abstract)
- Chen QS(陈全胜), Li LH(李凌浩), Han XG(韩兴国), Yan ZD(阎志丹), Wang YF(王艳芬), Zhang Y(张焱), Xiong XG(熊小刚), Chen SP(陈世莘), Zhang LX(张丽霞), Gao YZ(高英志), Tang F(唐芳), Yang J(杨晶), Dong YS(董云社) (2004). Temperature sensitivity of soil respiration in relation to soil moisture in 11 communities of typical temperate steppe in Inner Mongolia. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 24, 831 – 836. (in Chinese with English abstract)
- Davidson EA, Belk E, Boone RD (1998). Soil water content and temperature as independent or confounded factors controlling soil respiration in a temperate mixed hardwood forest. *Global Change Biology*, 4, 217 – 227.
- Fang C, Moncrief JB, Gholz HL, Clark KL(1998). Soil CO₂ efflux and its spatial variation in a Florida slash pine plantation. *Plant and Soil*, 205, 135 – 146.
- Goulden ML, Munger JW, Fan SM, Daube BC, Wofsy SC (1996). Measurement of carbon sequestration by long-term eddy covariance, methods and a critical evaluation of accuracy. *Global Change Biology*, 2, 169 – 182.
- Kang SY, Doh SY, Lee DS, Lee DW, Jin VL, Kimball JS(2003). Topographic and climatic controls on soil respiration in six temperate mixed-hardwood forest slopes, Korea. *Global Change Biology*, 9, 1427 – 1437.
- Keith H, Jacobsen KL, Raison RJ (1997). Effects of soil phosphorus availability, temperature and moisture on soil respiration in *Eucalyptus pauciflora* forest. *Plant and Soil*, 190, 127 – 141.
- Landsberg JJ, Gower ST(1997). *Applications of Physiological Ecology to Forest Management*. Academic, San Diego, California, 354.
- Liu JJ(刘建军), Wang DX(王得祥), Lei RD(雷瑞德), Wu XQ(吴钦孝) (2003). Soil respiration and release of carbon dioxide from natural forest of *Pinus tabulaeformis* and *Quercus aliena* var. *acuteserrata*. *Scientia Silvae Sinicae* (林业科学), 39 (2), 8 – 13. (in Chinese with English abstract)
- Luo YQ, Wan SQ, Hui DF, Wallace LL (2001). Acclimatization of soil respiration to warming in a tall grass prairie. *Nature*, 413, 622 – 625.
- Ohashi M, Gyokusen K, Saito A (1999). Measurement of carbon dioxide evolution from a Japanese cedar (*Cryptomeria japonica*) forest floor using an open-flow chamber method. *Forest Ecology and Management*, 123, 105 – 114.
- Post WM, Emanuel WR (1982). Soil carbon pools and world life zones. *Nature*, 298, 156 – 159.
- Pypker TG, Fredeen AL(2003). Below ground CO₂ efflux from cut blocks of varying ages in sub-boreal British Columbia. *Forest Ecology and Management*, 172, 249 – 259.
- Raich JW, Potter CS (1995). Global patterns of carbon dioxide emissions from soils. *Global Biogeochemical Cycles*, 9, 23 – 36.
- Raich JW, Tufekcioglu A (2000). Vegetation and soil respiration: correlation and controls. *Biogeochemistry*, 48, 71 – 90.
- Raich JW, Schlesinger WH (1992). The global carbon dioxide efflux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus*, 44B, 81 – 90.
- Raich JW, Potter CS, Bhagawati D (2002). Interannual variability in global soil respiration, 1980 – 94. *Global Change Biology*, 8, 800 – 812.
- Rayment MB, Jarvis PG (2000). Temporal and spatial variation of soil CO₂ efflux in a Canadian boreal forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 32, 35 – 45.
- Russell CA, Voroney RP(1998). Carbon dioxide efflux from the floor of a boreal aspen forest I. relationship to environmental variables and estimates of C respired. *Canadian Journal of Soil Science*, 78, 301 – 310.

1) Yang JY(杨金艳), Wang CK(王传宽), Zhao HX(赵惠勋) (2006). Partitioning soil respiration of temperate forest ecosystems in Northeastern China. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报) (in submission). (in Chinese with English abstract)

- Savin MC, Gorres JH, Neher DA (2001). Biogeophysical factors influencing soil respiration and mineral nitrogen content in an old field soil. *Soil Biology and Biogeochemistry*, 33, 429 – 438.
- Scott-Denton LE, Sparks KL, Monson RK (2003). Spatial and temporal controls of soil respiration rate in a high-elevation, subalpine forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 35, 525 – 534.
- Tian H, Melillo JM, Kicklighter DW, McGuire AD, Helfrich J (1999). The sensitivity of terrestrial carbon storage to historical climate variability and atmospheric CO₂ in the United States. *Tellus*, 51B, 414 – 452.
- Valentini R, Matteucci G, Dolman AJ, Schulze ED, Rebmann C, Moors EJ, Granier A, Gross P, Jensen NO, Pilegaard K, Lindroth A, Grelle A, Bernhofer C, Grünwald T, Aubinet M, Ceulemans R, Kowalski AS, Vesala T, Rannik Ü, Berbigier P, Loustau D, Guemundsson J, Thorgeirsson H, Ibrom A, Morgenstern K, Clement R, Moncrieff J, Montagnani L, Minerbi S, Jarvis PG (2000). Respiration as the main determinant of carbon balance in European forests. *Nature*, 404, 861 – 865.
- Wang CK, Bond-Lamberty B, Gower ST (2002). Soil surface CO₂ flux in a boreal black spruce fire chronosequence. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres*, 108, 8224.
- Wang M(王淼), Ji LZ(姬兰柱), Li QR(李秋荣), Liu YQ(刘延秋) (2003). Effects of soil temperature and moisture in different forest in Changbai Mountain. *Chinese Journal of Applied Ecology(应用生态学报)*, 14, 1234 – 1238. (in Chinese with English abstract)
- Wang M(王淼), Han SJ(韩士杰), Wang YS(王跃思) (2004). Important factors controlling CO₂ emission rates from forest soil. *Chinese Journal of Ecology(生态学杂志)*, 23(5), 24 – 29. (in Chinese with English abstract)
- Xu M, Qi Y (2001a). Soil-surface CO₂ efflux and its spatial and temporal variations in a young ponderosa pine plantation in northern California. *Global Change Biology*, 7, 667 – 677.
- Xu M, Qi Y (2001b). Spatial and seasonal variations of Q₁₀ determined by soil respiration measurements at a Sierra Nevada forest. *Global Biogeochemical Cycles*, 15, 687 – 696.
- The Chinese Forestry Ministry(中华人民共和国林业部) (1996). *Statistics of National Forest Resources in China* (全国森林资源统计) (1989 – 1993). China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese)

责任编辑: 周广胜 责任编辑: 张丽赫